Ecologie, t. 29 (3) 1998 : 483-492

MODIFICATIONS TEXTURALES DES SOLS ALLUVIAUX DE LA SARINE (SUISSE) PAR LES BRYOPHYTES*

Claire ARNOLD & Jean-Michel GOBAT

Laboratoire d'écologie végétale, Institut de botanique - 11, rue Emile Argand
CH-2007 Neuchâtel 7, Suisse (claire.arnold@bota.unine.ch)

SUMMARY
(original scientific paper)

INFLUENCE OF BRYOPHYTES ON THE PARTICLE-SIZE DISTRIBUTION OF FLUVIOSOLS (SARINE RIVER - SWITZERLAND).
Thirteen species of bryophytes of two different alluvial steppes of the Sarine river (Switzerland) have been compared in their ability to filter minute organical and mineral particles carried by the water. Four of them, Tortella inclinata, Barbula reflexa, Rhytidiadelphus triquetrus *and* Homalothecium lutescens *representing four different kind of processes, are presented in detail. A particle - size analysis of the first few centimetres of the soil showed the relative proportions of sand, silt and clay trapped by the stems and leaves of the different mosses. This analysis also showed the differences with the underlying substrate. The height of the mosses, but also their morphology, control their filtering capacity. Bryophytes accelerate pedogenesis on both coarse and fine original substrate because of a feedback positive or negative according to the substrate, that leads to convergent and matured characteristics of organo-mineral horizon.*

KEY WORDS: Fluviosols - Particle-size distribution - Texture - Bryophytes - Initial pedogenesis - Switzerland.

RÉSUMÉ
(travail original)

Treize espèces de bryophytes de deux terrasses alluviales steppiques de la Sarine (Suisse) ont été comparées dans leur capacité de rétention des particules fines minérales ou organiques transportées par l'eau. Quatre d'entre elles, Tortella inclinata, Barbula reflexa, Rhytidiadelphus triquetrus *et* Homalothecium lutescens, *choisies pour leur représentativité de l'ensemble, sont présentées en détail. Une granulométrie effectuée sur les premiers centimètres du sol montre les proportions relatives de sables, limons et argiles piégées par les tiges et feuilles des différentes mousses, ainsi que les changements observés par rapport au substrat sous-jacent. La hauteur des mousses mais aussi leur morphologie contrôlent cette capacité de filtration. Ainsi, que ce soit sur substrat originel grossier ou fin, les bryophytes accélèrent la pédogenèse, grâce à une rétroaction positive ou négative suivant le type de substrat, aboutissant à la convergence et à un début de maturation des caractères de l'horizon organo-minéral.*

MOTS CLÉS : Sols alluviaux - - FLUVIOSOLS - Granulométrie - Texture, bryophytes - Pédogenèse initiale - Suisse.

INTRODUCTION

Les publications traitant de la formation des sols mettent bien en évidence le rôle de la végétation et des microorganismes dans les étapes initiales de la pédogenèse, pour lesquelles l'apport de matière organique ou la régulation des altérations minérales par les bactéries, les lichens, les algues et les mousses sont primordiales (BERTHELIN, 1977 ; BERTHELIN & BELGY, 1979 ; BERTHELIN *et al*, 1994). Si les actions chimiques de ces végétaux "inférieurs" sont bien connues, il n'en va pas de même du point de vue physique, sauf en ce qui concerne leur capacité de régulation du régime hydrique ou du microclimat, particulièrement après une perturbation (FROMENT, 1975 ; MATTHEY, 1993). Cependant, les modifications texturales ou structurales que peut subir la surface du sol après sa colonisation par ces premiers organismes sont rarement signalées.

* Manuscrit reçu le 23 septembre 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 17 juillet 1998.

Chez les plantes supérieures, de nombreux cas sont décrits, allant de la rétention des poussières transportées par les vents (LEEDER, 1988 ; KENNETH HAMBLIN, 1992) à l'effet filtre des bosquets de saules ou des graminées dans la rétention de particules fines lors des crues alluviales (CARLING, 1992 ; AMOROS & PETTS, 1993 ; DAVID ALLAN, 1995). Cette dernière propriété est d'ailleurs utilisée à des fins de revitalisation des cours d'eau, en favorisant certaines plantations (HARPER & FERGUSON, 1995).

Mais, à notre connaissance et en zone alluviale, jamais ce phénomène n'avait été décrit à l'échelle des quelques centimètres que représentent les mousses. Il s'agit pourtant là d'une étape initiale importante de la pédogenèse, en particulier en zone alluviale, car elle permet le blocage au sol, souvent sur des surfaces assez grandes, des particules fines essentielles à la fixation de la matière organique et à la formation ultérieure du complexe argilo-humique. Seuls quelques travaux sur les bryophytes des déserts mentionnent le rôle physique des mousses dans la stabilisation des dunes de sable et la création des sols (BIRSE & GIMINGHAM, 1954 ; DANIN, 1978 ; MOORE & SCOTT, 1979 ; SCOTT, 1982) ; ce système présente de nombreuses analogies avec les terrasses alluviales (faible degré d'altération et nature minérale du dépôt, régime hydrique à forte dessiccation, mobilité du substrat).

Cette approche d'un rôle pédologique des mousses complète également les connaissances encore très succinctes de l'écologie des bryophytes, généralement orientées vers les problèmes de pollution (SAROSIEK *et al.*, 1978 ; CRAMER, 1992).

Dans ce travail, treize espèces de bryophytes de deux terrasses alluviales steppiques de la Sarine ont été comparées dans leur capacité de rétention des particules fines minérales ou organiques transportées par l'eau. Quatre d'entre elles, choisies pour leur représentativité de l'ensemble, sont présentées en détail. Les conséquences pour l'orientation des premières étapes de la pédogenèse sont discutées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITES ET SOLS ÉTUDIÉS

Le cours de la Sarine entre Rossens et Hauterive compte 16 steppes alluviales, répertoriées lors de la cartographie des zones alluviales d'importance nationale (GALLANDAT *et al.*, 1993). Notre choix s'est porté sur deux sites localisés respectivement à 2,6 km et 3 km en aval du barrage de Rossens (fig. 1). Le degré de recouvrement des ligneux, la luminosité au sol et la position des sites par rapport au lit mineur ont été les principaux critères du choix. Le premier site se trouve dans un large chenal emprunté par le courant lors des crues, le substrat y est grossier, alors que le second site a une position latérale par rapport aux crues et le substrat y est fin.

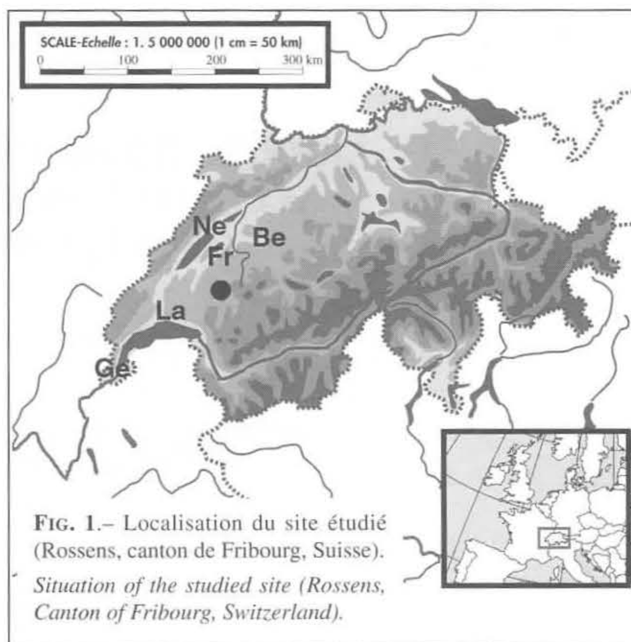


FIG. 1.– Localisation du site étudié (Rossens, canton de Fribourg, Suisse).
Situation of the studied site (Rossens, Canton of Fribourg, Switzerland).

Une quarantaine d'espèces muscinales colonisent la surface du sol. Les étendues non couvertes par la végétation arbustive ou arborescente sont dominées principalement par *Tortella inclinata*, *Bryum caespiticium* et *Barbula reflexa*, mais on y trouve aussi les autres espèces typiques du *Tortelletum inclinatae* (VON HUBSCHMANN, 1986). Les bryophytes localisées sous les arbres et les arbustes font partie de l'*Eurynchion striatii* (VON HUBSCHMANN, 1986), alliance regroupant des espèces typiquement forestières tels *Eurynchium striatum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* ou *Homalothecium lutescens.* Leur présence reflète d'ailleurs l'incontestable progression de la forêt sur ces milieux pionniers.

ÉCHANTILLONNAGE

La typologie des groupements muscinaux des steppes alluviales (ARNOLD, 1994) a montré que, dans les meilleurs cas, une surface d'un décimètre carré pouvait contenir plus d'une dizaine d'espèces vivant côte à côte. Cependant les surfaces à faible densité d'espèces sont les plus fréquentes ; nous y avons effectué nos échantillonnages. L'étude détaillée des premiers centimètres de sol (microprofils) sous les bryophytes apparaît déterminante pour expliquer les raisons précises de leur répartition. Les quatre espèces choisies sont : *Tortella inclinata* et *Barbula reflexa* pour les espèces des zones ouvertes, *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Homalothecium lutescens* pour les zones couvertes.

L'échantillonnage, focalisé sur les espèces muscinales et non sur les types de substrat, s'est fait de la manière suivante :

- choix d'une à trois surfaces monospécifiques représentatives de l'espèce muscinale retenue, sur la base de sondages préliminaires effectués au moyen d'une petite pelle sur l'ensemble des sites.
- récolte de la plante et des particules de terre emprisonnées dans les rhizoïdes et les feuilles, sur une surface d'environ un décimètre carré.
- récolte des horizons sous-jacents jusqu'à l'horizon C y compris.

Dans la figure 3, le niveau "0" du sol a été fixé arbitrairement à la base des bryophytes en décomposition mais tenant encore entre elles. En raison de l'accumulation progressive de particules minérales, la première couche du "sol nouveau" se forme au-dessus de ce niveau "0". Nous l'avons nommé I, subdivisé en Ia (matériel minéral piégé dans les végétaux vivants) et Ib (matériel minéral piégé dans les végétaux morts). La première couche de "l'ancien sol", où les restes végétaux ne sont plus cohérents, est nommée II, et la sous-jacente III.

GRANULOMÉTRIE

L'analyse granulométrique s'est faite par tamisage humide en continu (Lévesque & Dinel ; 1977, Gobat *et al.*, 1991) de l'ensemble du substrat et non de la seule terre fine (< 2 000 µm), de manière à considérer également les fractions grossières (graviers). Les fractions de plus de deux centimètres (cailloux, blocs) ont été écartées dès le

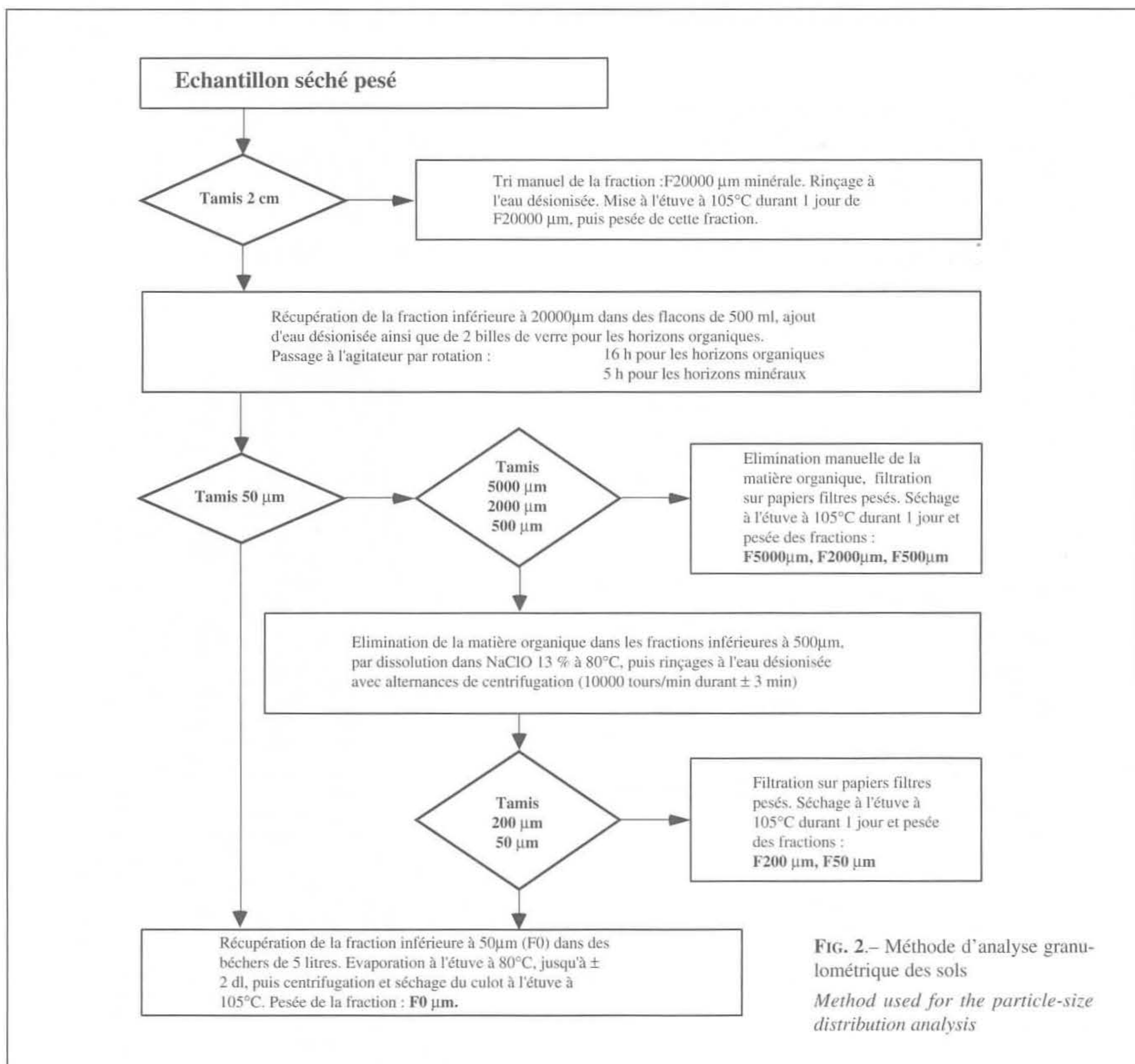
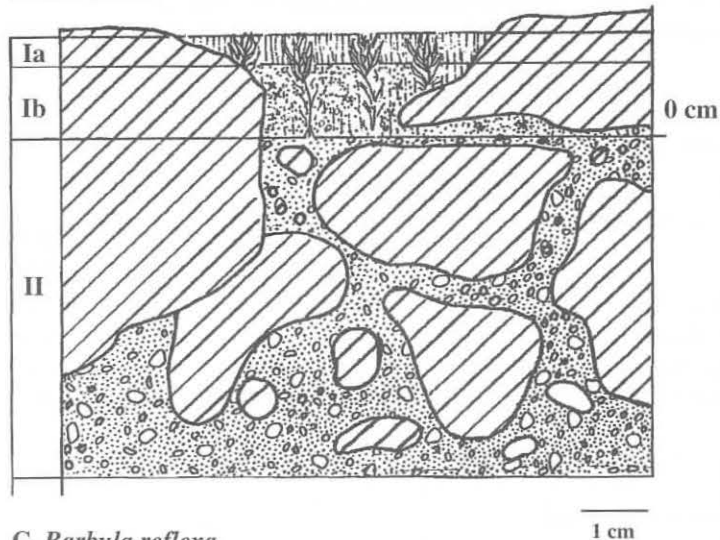
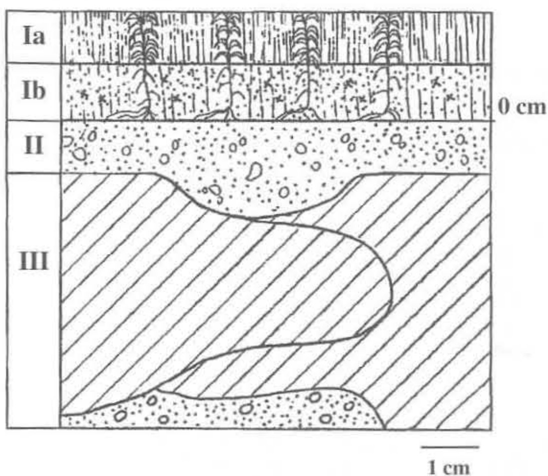
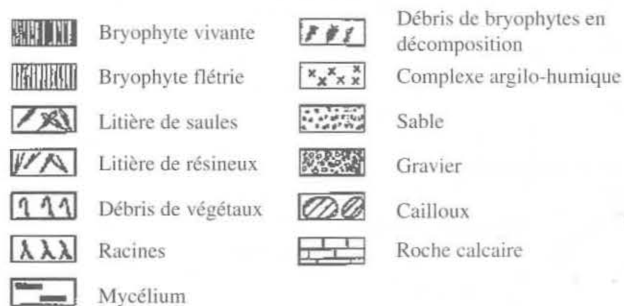


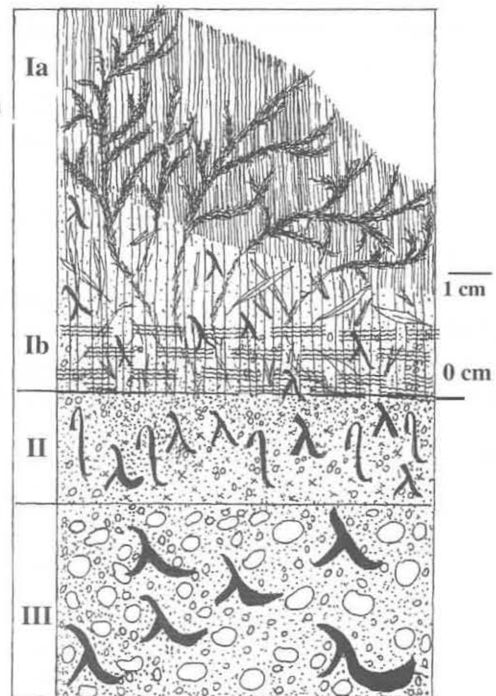
Fig. 2.– Méthode d'analyse granulométrique des sols

Method used for the particle-size distribution analysis









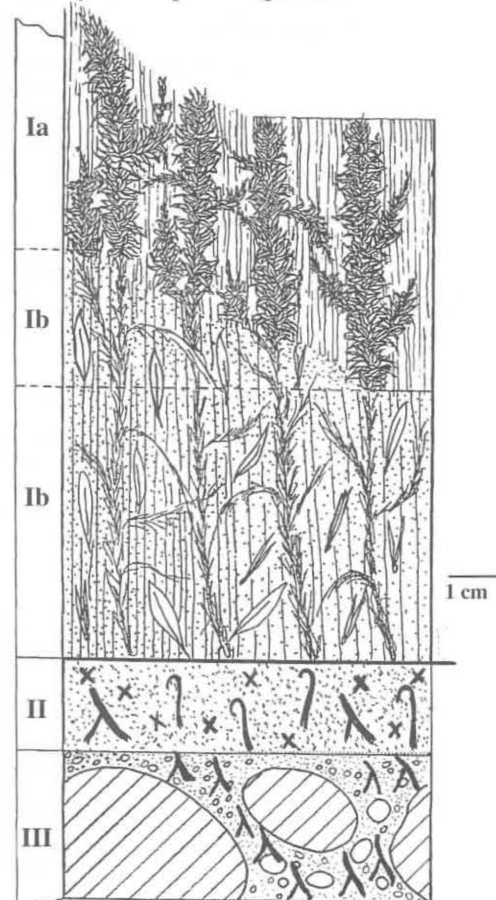


FIG. 3.– Mini-profils de sols sous les quatre espèces étudiées. A. Légende. B. *Tortella inclinata*, C. *Barbula reflexa*, D. *Homalothecium lutescens*, E. *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Mini-soils profiles under the four studied species. A. Symbols. B. Tortella inclinata, *C.* Barbula reflexa, *D.* Homalothecium lutescens, *E.* Rhytidiadelphus triquetrus.

prélèvement en raison de leur taille par rapport aux organismes concernés. Le temps de passage à l'agitateur par rotation a été fixé à 16 heures pour les horizons organiques et à 5 heures pour les horizons minéraux. La matière organique a été écartée soit mécaniquement par flottation, lavage ou à la pincette dans les fractions F20000 μm, F5000 μm, F2000 μm et F500 μm, soit à l'aide de l'eau de Javel 13 %, à l'étuve à 80 °C, pour les fractions F200 μm et F50 μm (FIG. 2).

Sept fractions granulométriques ont été séparées :

F 20000 μm	cailloux de plus de 2 cm
F 5000 μm	graviers fins de 2 cm à 5 mm
F 2000 μm	graviers fins de 5 mm à 2 mm
F 500 μm	sables grossiers de 2 mm à 0,5 mm
F 200 μm	sables moyens de 0,5 mm à 0,2 mm
F 50 μm	sables fins de 0,2 mm à 50 μm
F 0 μm	limons et argiles inférieurs à 50 μm.

RÉSULTATS

DESCRIPTION DES SOLS

La figure 3 présente les microprofils décrits sous les quatre espèces.

Le sol de *Tortella inclinata* contient deux couches. La première, de 2 cm d'épaisseur, est formée de mousses en décomposition ainsi que de 98 % de sable. La deuxième est de texture graveleuse. Les sols de *Barbula reflexa*, *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Homalothecium lutescens* sont constitués de trois horizons différents. Chez *Barbula reflexa* les deux premiers horizons sont de texture sableuse, le premier se différenciant par la présence de bryophytes en décomposition. Un caillou forme le troisième. Dans les sols de *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Homalothecium lutescens*, les limons et les argiles dépassent 20 %. Le second horizon présente des agrégats organo-minéraux alors que l'horizon de profondeur de *Homalothecium lutescens* est graveleux et celui de *Rhytidiadelphus triquetrus* caillouteux.

ANALYSE GRANULOMÉTRIQUE

Répartition des fractions

Les fractions granulométriques [horizon superficiel (I) et profond (II ou III)] des sols de chaque espèce sont présentées dans un triangle textural (FIG. 4).

Nous y avons regroupé sur un premier côté les fractions inférieures à 50 μm, sur un deuxième les fractions comprises entre 2000 μm et 50 μm, alors que le troisième comprend les fractions supérieures ou égales à 2000 μm.

On observe une séparation nette entre les horizons de profondeur et de surface, ces derniers contenant moins de 10 % de graviers et en moyenne plus de 20 % de limons et d'argiles. Les horizons de *Rhytidiadelphus triquetrus* et de *Tortella inclinata* sont opposés tant en surface qu'en profondeur. La texture du sol de *Rhytidiadelphus triquetrus* en surface est limoneuse alors que celle de *Tortella*, *Barbula* et *Homalothecium* contient plus de 70 % de sable. En profondeur, le sol de *Rhytidiadelphus triquetrus* présente à nouveau la texture la plus fine. *Homalothecium* se trouve entre deux avec un peu plus de 40 % de gravier alors que *Tortella* préfère un sol nettement graveleux (78 % de gravier). *Barbula*, qui vit aussi sur les rochers, contient 100 % de gravier dans cet horizon de profondeur.

Les horizons intermédiaires permettent de préciser la "trajectoire texturale" de chaque espèce. Quelle que soit la texture de départ (horizons de profondeur), les "trajectoires texturales" convergent vers une même zone. En surface, seul *Rhytidiadelphus triquetrus* se différencie en raison de sa morphologie.

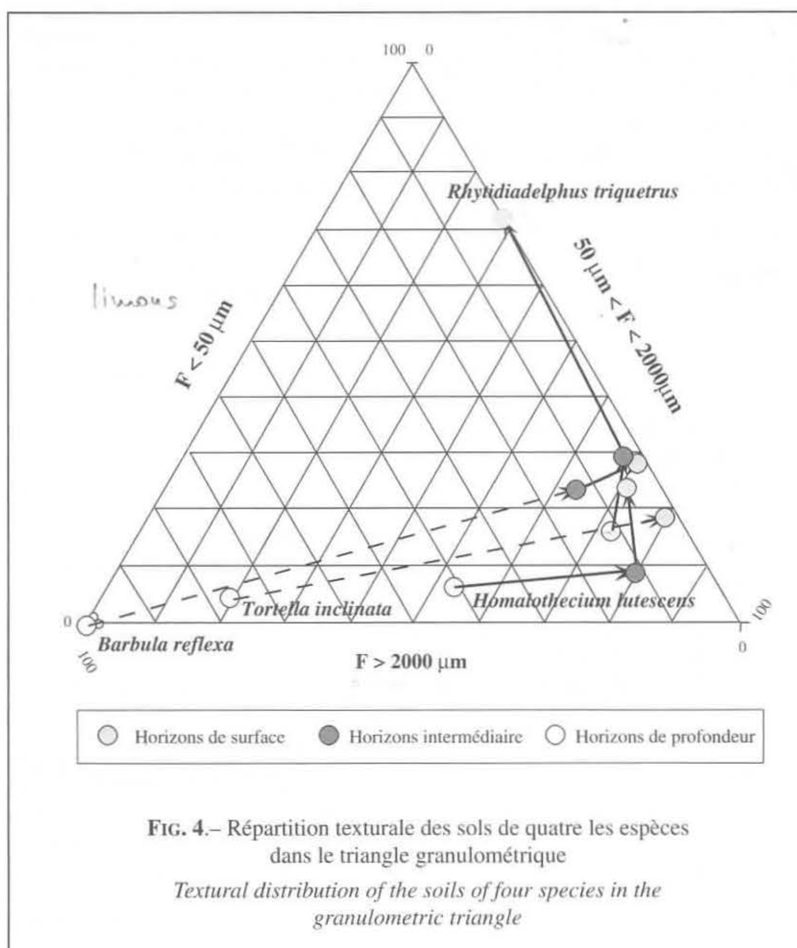


FIG. 4.– Répartition texturale des sols de quatre les espèces dans le triangle granulométrique

Textural distribution of the soils of four species in the granulometric triangle

HAUTEUR DES BRYOPHYTES ET TEXTURE DU SOL

Le rapport entre la hauteur des espèces muscinales au-dessus du sol (niveau "0" comme défini plus haut) et le pourcentage de limons et d'argiles (F 50 μm) présents dans le premier horizon reflète le mieux le rôle important des mousses dans la pédogenèse (FIG. 5).

Les coussinets de *Rhytidiadelphus* se dressent entre 10 et 15 cm au-dessus du sol et contiennent également le plus haut pourcentage de limons et d'argiles. *Tortella inclinata* et *Barbula reflexa* forment des coussinets denses et ras n'ayant au maximum que 1,5 cm de partie vivante. *Homalothecium lutescens* est une espèce à longs rameaux rampants, atteignant 8 cm mais ne s'élevant qu'à 3 cm au-dessus du sol. Elle ne permet ainsi pas au sol de retenir plus de 25 % de limons et d'argiles.

Dans cette figure, le report des résultats de l'ensemble des treize espèces étudiées permet de déterminer une loi de relation du deuxième degré, avec un coefficient de corrélation de 0,932.

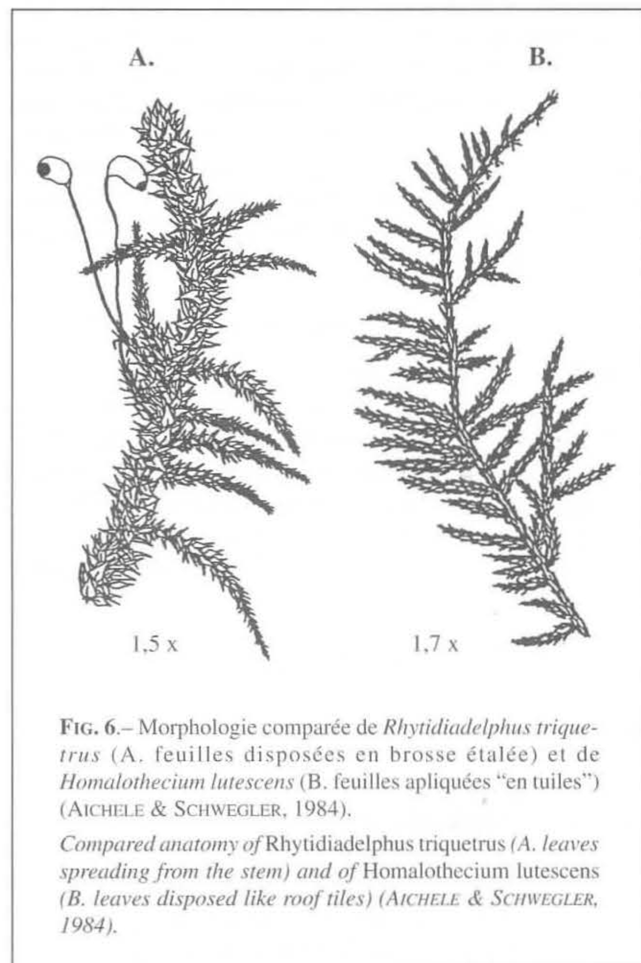


FIG. 6.– Morphologie comparée de *Rhytidiadelphus triquetrus* (A. feuilles disposées en brosse étalée) et de *Homalothecium lutescens* (B. feuilles apliquées "en tuiles") (AICHELE & SCHWEGLER, 1984).

Compared anatomy of Rhytidiadelphus triquetrus *(A. leaves spreading from the stem) and of* Homalothecium lutescens *(B. leaves disposed like roof tiles) (AICHELE & SCHWEGLER, 1984).*

DISCUSSION

ACTION MÉCANIQUE DES BRYOPHYTES SUR LES PARTICULES EN SUSPENSION

Dans les cours moyens à supérieurs des rivières, ce qui est le cas sur la Sarine, les sols alluviaux sont généralement dominés par les graviers et les sables (MOOR, 1958; GERKEN, 1988). À cause de leur taille et de leur absence d'électronégativité, ces derniers ne s'agglomèrent pas et sont facilement

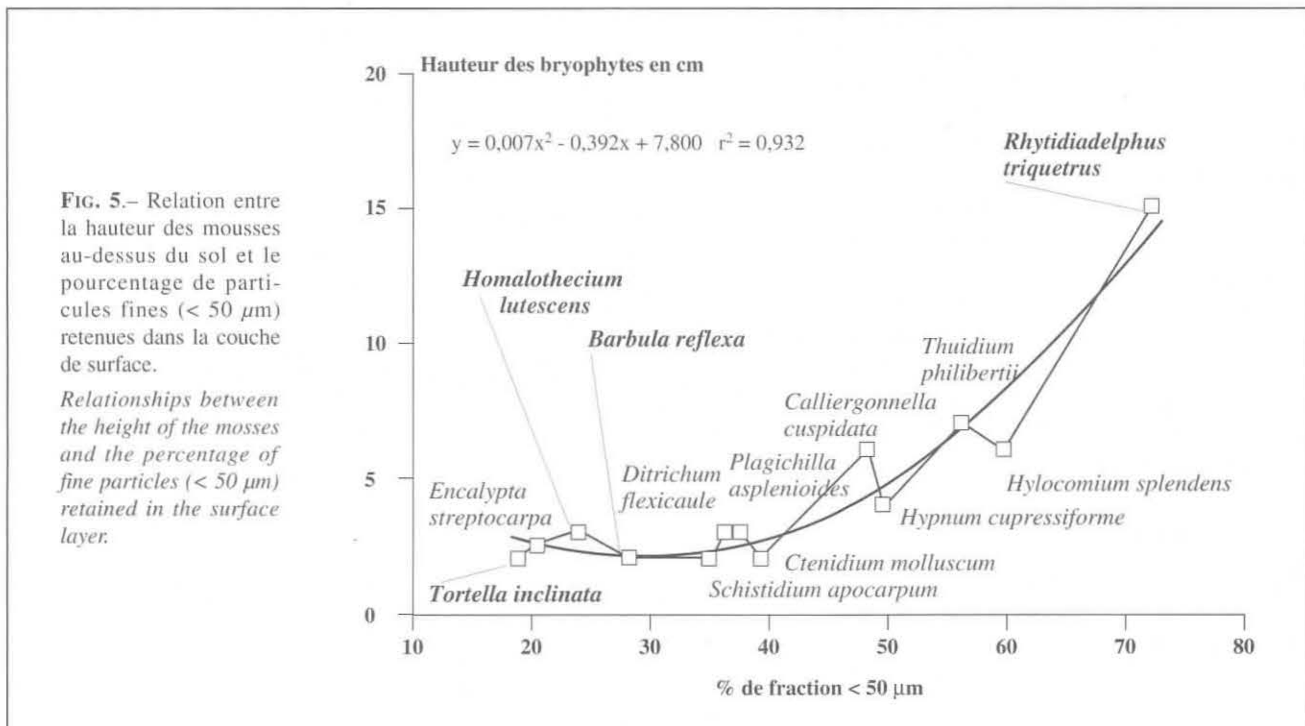


FIG. 5.– Relation entre la hauteur des mousses au-dessus du sol et le pourcentage de particules fines (< 50 μm) retenues dans la couche de surface.

Relationships between the height of the mosses and the percentage of fine particles (< 50 μm) retained in the surface layer.

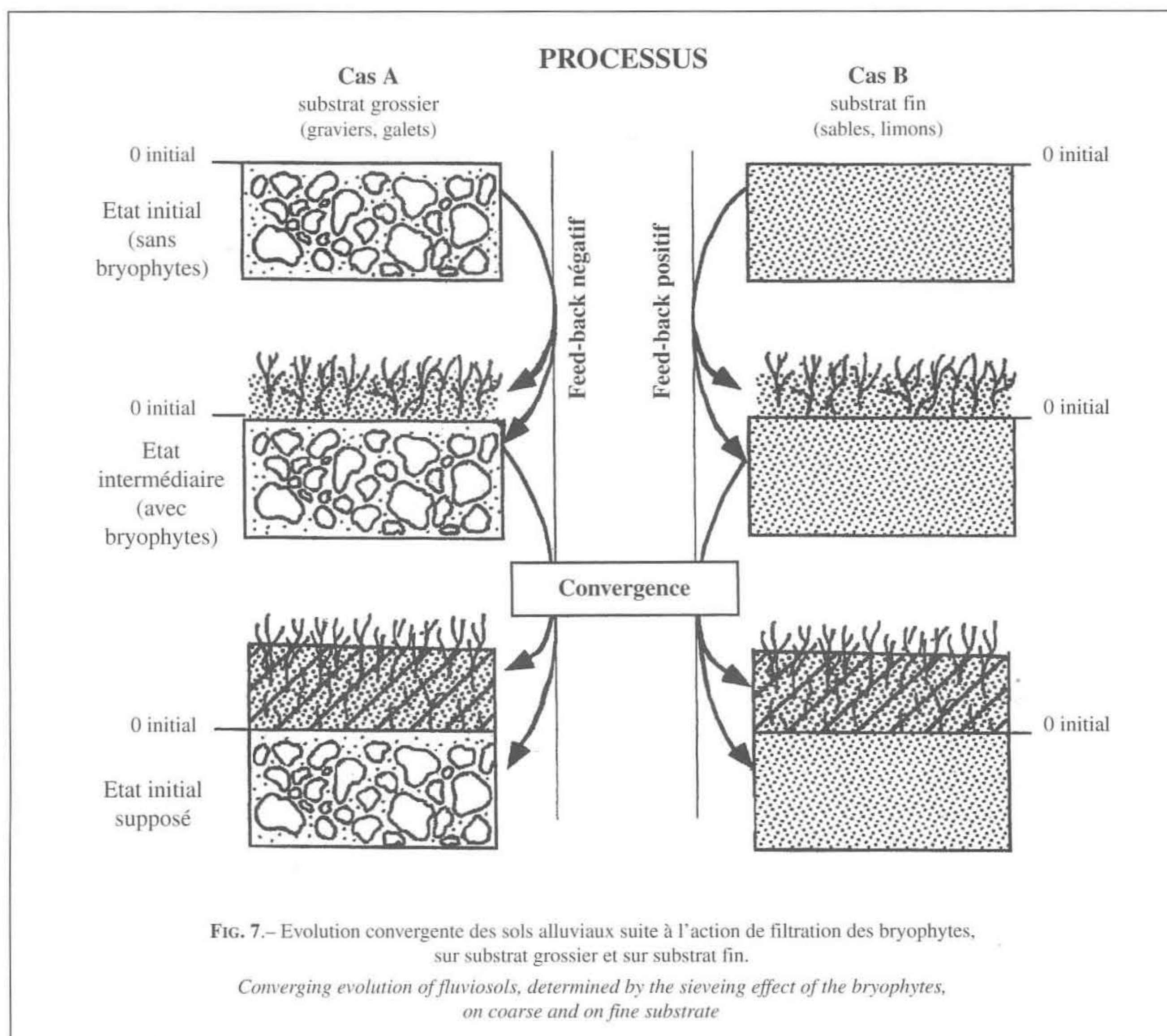


FIG. 7.– Evolution convergente des sols alluviaux suite à l'action de filtration des bryophytes, sur substrat grossier et sur substrat fin.

Converging evolution of fluviosols, determined by the sieveing effect of the bryophytes, on coarse and on fine substrate

remaniés, alors que les particules plus fines (limons et argiles) sont rapidement mises en suspension. Dans ces conditions de courant assez fort, seule la végétation peut contrer, pour autant que les crues ne soient pas trop fortes, l'action de l'érosion (FRONTIER & PICHOD-VIALE, 1991; KENNETH HAMBLIN, 1992; HARPER & FERGUSON, 1995).

Chez les plantes supérieures, les racines agglomèrent les particules qui circulent entre les graviers, notamment grâce aux polysaccharides de la rhizosphère (OADES, 1978). La partie aérienne joue aussi un rôle de filtre, retenant les limons et les argiles dans son feuillage. Les tiges et les branches, qui créent des turbulences dans le flux d'air ou d'eau (LEEDER, 1988), provoquent le dépôt de matériel fin dans l'ombre du courant, avec de nombreuses conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème fluvial (AMOROS *et al.*, 1993).

Les résultats présentés montrent que les bryophytes, pour autant que leur morphologie s'y prête, sont aussi capables de retenir avec efficacité les sables, limons et argiles transportés lors de crues de faible débit. Si la relation entre la longueur des bryophytes et leur capacité à retenir les particules n'est pas évidente en raison de la disposition souvent rampante des rameaux, il existe une forte corrélation entre la hauteur des mousses au-dessus du sol et la quantité de limons et d'argiles retenus. SCOTT (1982), citant BIRSE & GIMINGHAM (1954) ainsi que MOORE & SCOTT (1979), avait déjà fait la même constatation chez les mousses du désert : *"Once sand dunes have reached the level of stability with which mosses can cope, the power of subsequent stabilization becomes very great. (These authors) have found that the erect growth forms (turfs) predominate in such pioneer conditions"*.

ROLE DE LA MORPHOLOGIE DU VÉGÉTAL

À l'effet "hauteur" s'ajoute celui créé par la morphologie de chaque espèce. La capacité de rétention des limons et des argiles de *Rhytidiadelphus triquetrus* (FIG. 6A) est renforcée par la disposition en brosse étalée des feuilles sur l'axe, facilitant le captage des particules fines. À l'inverse, *Homalothecium lutescens* (FIG. 6B), malgré une hauteur variant entre 2 et 7 cm au-dessus du sol, retient peu de limons et d'argiles, car ses feuilles sont insérées en spirale et se chevauchent comme des tuiles (AICHELE & SCHWEGLER, 1984). Les quantités retenues par *Homalothecium lutescens* sont faibles, comparables à celles recueillies par des espèces formant des coussinets denses à la surface du sol comme *Tortella inclinata* et de *Barbula reflexa* qui n'offrent que peu d'obstacle aux particules fines. Le nombre et la fréquence des axes secondaires le long de l'axe principal jouent également un rôle.

Cette importance de la morphologie avait aussi été montrée sur les bryophytes du désert dont quelques espèces sont capables de littéralement "transporter" la litière qui leur tombe dessus grâce à des feuilles mobiles sous l'action de l'humectation et du dessèchement (SCOTT, *in* : SMITH, 1982). Même si le processus n'est pas tout à fait le même ici, les deux situations aboutissent à un meilleur démarrage de la pédogenèse : par une action sur la matière organique dans les sols désertiques, par un effet sur la matière minérale fine dans les sols alluviaux.

Nos résultats obtenus pour les bryophytes complètent des observations déjà connues des végétaux supérieurs. Par exemple, LARGE *et al.* (in : AMOROS & PETTS, 1993), comparent le rôle écologique lié à la morphologie de plusieurs espèces aquatiques, alors que NEWALL (in : HARPER & FERGUSON, 1995) présente la diversification des habitats dans la rivière, créée par l'action de "micro-courants" à proximité de plantes anatomiquement différentes.

EFFETS SUR LES STADES INITIAUX DE LA PÉDOGENESE

Enfin, nos observations précisent quelques éléments liés aux premiers stades de la pédogenèse alluviale dont on sait qu'ils sont fortement dépendants de la texture et du taux de matière organique stockée dans les premiers centimètres du sol (FIERZ *et al.*, 1995 ; BUREAU, 1995).

Sur des matériaux alluviaux très grossiers comme les cailloux et les graviers déposés par un fort courant d'eau, parmi les organismes vivants seules les bryophytes et, pour des textures un peu moins fines, les plantes supérieures, sont capables de bloquer sur place les sables fins, limons et argiles nécessaires à la formation d'un horizon organo-minéral (cas A de la FIG. 7). Dans ce cas, l'effet filtre conduit à une modification de la texture de départ, avec le dépôt d'une couche fine superficielle en rupture avec les conditions originelles. La rétroaction (feed-back) est négative, l'état initial ayant permis l'installation de mousses va peu à peu se trouver modifier par leur effet filtre. À un substrat de départ grossier succède, par élévation progressive, un support de texture plus fine.

A contrario, si les matériaux sont fins au départ, amenés par un courant plus lent ou retenus à l'aval des buissons (cas B de la FIG. 7), l'effet filtre ne va pas modifier la texture d'origine mais plutot la "continuer" au-dessus, par un épaississement progressif du substrat dans une texture constante. La rétroaction est positive, les mousses "confirmant" le substrat d'origine, en le stabilisant.

Dans les deux cas pourtant, l'évolution aboutit à une situation identique en surface, avec la formation d'un mini-horizon organo-minéral s'enrichissant progressivement en matière organique et en matière minérale fine. Ceci augmentera l'activité biologique qui, à son tour, améliorera les possibilités de complexation argilo-humique et la fertilité. L'horizon jeune de départ (Js selon AFES, 1995) se transformera en véritable horizon A, avec de nouvelles possibilités offertes à la colonisation des plantes supérieures et de la faune. Ce rôle des mousses dans la pédogenèse est très important sur des substrats bruts comme ceux des sols alluviaux, où la couche fine superficielle détermine presque complètement la fertilité et l'alimentation en eau des plantes, au moins dans leurs stades juvéniles de développement (DUCHAUFOUR, 1983). Les dépôts de sédiments fins constituent aussi une source de cations échangeables pour la végétation (AMOROS *et al.*, 1993).

À nouveau, on observe ici une convergence avec l'évolution des sols désertiques, dont certains nécessitent une action stabilisatrice préalable des bryophytes, indispensable à l'établissement ultérieur des plantes supérieures (SCOTT, *in* : SMITH, 1982) : *"The abundance of rhizoid production by mosses is a main contributor to the process of stabilization (...). Eventually, continual build-up of humus in the sand will lead to more or less permanent stabilization, and the development of a perennial vascular flora."*

CONCLUSION

Sur des matériaux alluviaux récents, l'effet filtre des bryophytes aboutit toujours à la formation d'un horizon organo-minéral en voie de stabilisation, quelles que soient les conditions granulométriques de départ. Ce processus de convergence évolutive est sous le contrôle de deux rétroactions, négative sur substrat grossier, positive sur substrat fin.

Certes, dans leur colonisation du substrat brut, les bryophytes s'installent d'abord en fonction de la texture originelle. On observe ainsi toujours un gros caillou ou un rocher à faible profondeur sous *Barbula reflexa*, alors que *Tortella inclinata* ne s'installe que sur des sables assez épais. Mais

ensuite, en fonction de leurs caractères morphologiques, les espèces retiennent plus ou moins les particules fines apportées par le courant, contribuant soit à modifier la granulométrie du substrat, soit à la conserver. Ainsi, les différences texturales des horizons de surface séparent surtout des groupes d'espèces avec une morphologie semblable, avec des capacités de filtration comparables, tandis que celles des horizons de profondeur discriminent d'abord des groupes d'espèces ayant les mêmes affinités de substrat.

Sur substrat grossier et en raison de la modification texturale progressive qui intervient, une sélection devrait s'opérer assez rapidement entre les espèces qui s'adapteront aux nouvelles conditions et celles qui ne le pourront pas. Ces changements inévitables de composition des communautés, bryophytiques d'abord puis phanérogamiques, suivent ici un modèle dit "de facilitation", selon la terminologie de CONNELL & STAYTER (1977), reprise par AMOROS & WADE (*in* : AMOROS & PETTS, 1993) : *"Les espèces d'un stade de la succession ne peuvent s'établir que si les conditions du milieu ont été préalablement modifiées par les espèces du stade précédent (...). Ce faisant, les espèces pionnières rendent quelquefois le milieu inadéquat pour leur propre reproduction"*. Sur substrat fin au contraire, les modifications de la composition floristique devraient être plus lentes, induites plutôt par des changements liés à la croissance ultérieure des plantes supérieures (diminution de la lumière, modification de la qualité de la litière...).

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le Dr A. BUTTLER, maître-assistant, de ses conseils en analyse numérique et de sa relecture critique du manuscrit, M[me] B. WERFFELI, assistante, de son encadrement en bryologie, ainsi que M. E. MITCHELL, assistant, qui a préparé le résumé anglais ainsi que la version abrégée anglaise.

BIBLIOGRAPHIE

AFES, 1995.– *Référentiel pédologique*. Publications INRA, Paris : 332 p.

AICHELE, D. & SCHWEGLER, H.W., 1984.– *Unsere Moose und Farnpflanzen*. Kosmos Naturführer, Stuttgart : 378 p.

AMOROS, C. & PETTS, G. (éd.), 1993.– *Hydrosystèmes fluviaux*. Masson, Paris : 300 p.

ARNOLD, C., 1994.– *Etude des bryophytes des steppes alluviales de la Sarine à Rossens*. Trav. dipl. Univ. Neuchâtel : 107 p.

AUGIER, J., 1966.– *Flore des bryophytes*. Paul Lechevalier, Paris : 702 p.

BERTHELIN, J., 1977.– Quelques aspects des mécanismes de transformation des minéraux des sols par les micro-organismes hétérotrophes du sol. *Science du Sol*, 1 : 13-23.

BERTHELIN, J. & BELGY, G., 1979.– Microbial degradation of phyllosilicates during simulated podzolisation. *Geoderma*, 21 : 297-310.

BERTHELIN, J., LEYVAL, C. & TOUTAIN, F., 1994.– Biologie des sols : Rôle des organismes dans l'altération et l'humification. *In* BONNEAU, M. & SOUCHIER, B. (eds), *Pédologie, tome II*. Constituants et propriétés du sol. Masson, Paris, 2[e] éd. : 665 p.

BIRSE, E.L. & GIMINGHAM, C.H., 1954.– Changes in the Structure of Bryophytic Communities with the Progress of Succession on Sand-Dunes. *Trans. Br. Bryol. Soc.*, 2 : 523-531.

BUREAU, F., 1995.– *Géochimie des altérations et fonctionnement des sols appliqués à la connaissance des équilibres sols-végétation en milieu alluvial peu anthropisé*. Thèse IGR - École polytechnique de Lausanne : 135 p.

CARLING, P.A., 1992.– The nature of fluide boundary layer and the selection of parameters for benthic ecology. *Freshwater Biol.*, 28 : 273-284.

CONNELL, J.H. & SLAYTER, R.O., 1977.– Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Natur.*, 111 : 1119-1144.

CRAMER, J., 1992.– *Changes in the Dutch bryophyte flora and air pollution : significance of mosses for nature conservation, recommendations for management*. Henk Greven, Berlin, Stuttgart : 237 p.

DANIN, A., 1978.– *Plant Species Diversity and Plant Succession in Sandy Area in Northern Negev*. Flora, Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie, Heft 5, Gustav Fischer Verlag, Iena, 167 : 409-422.

DAVID ALLAN, J., 1995.– *Stream ecology. Structure and function of running waters*. Chapman & Hall, XII : 388 p.

FIERZ, M., GOBAT, J.-M. & GUENAT, C., 1995.– Quantification et caractérisation de la matière organique de sols alluviaux au cours de l'évolution de la végétation. *Ann. Sci. For.*, Paris, 52(6) : 547-560.

FROMENT, A., 1975.– Les premiers stades de la succession végétale après incendie de tourbe dans la réserve naturelle des Hautes Fagnes. *Vegetatio*, 29 (3) : 209-214.

FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D., 1991.– *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris : 392 p.

GERKEN, B., 1988.– *Auen, verborgene Lebensadern der Natur*. Verlag Rombach, Freiburg : 132 p.

GALLANDAT, J.-D., GOBAT, J.-M. & ROULIER, C., 1993.– Cartographie des zones alluviales d'importance nationale. *Cahier de l'environnement* n° 199, Berne.

GOBAT, J.-M., GROSVERNIER, P., MATTHEY, Y. & BUTTLER, A., 1991.– Un triangle granulométrique pour les tourbes : analyse semi-automatique et représentation graphique. *Science du Sol*, 29 (1) : 23-35.

HARPER, D.M. & FERGUSON, A.J.D. (éd.), 1995.– *The ecological basis for river management*. J. Wiley & Sons, Chichester : 614 p.

KENNETH HAMBLIN, W., 1992.– *Earth'Dynamic Systems*. Macmillan Publishing Company, 6[th] Ed. : 647 p.

LEEDER, M.R., 1988.– *Sedimentology Process and Product*. Unwin Hyman, London, XIV : 344 p.

LEVESQUE, M.P. & DINEL, H., 1977.– Fiber content, particle-size distribution and some related properties of four peat materials in eastern Canada. *Can. J. Soil Sci.*, 57 : 187-195.

MATTHEY, Y., 1993.– *Typologie de la régénération spontanée des hauts-marais jurassiens non boisés et approche écologique de trois séries végétales caractéristiques de la dynamique secondaire*. Thèse Univ. Neuchâtel : 334 p.

MOORE, C.J. & SCOTT, G.A.M., 1979.– The ecology of mosses on a sand in Victoria, *Aust. J. Bryol.*, 10 : 291-311.

MOOR, M., 1958.– Pflanzengesellschaften schweizerischer Flussauen. *Mitt. Schw. Anst. Forstl. Versuchsw.*, 34 (4) : 221-360.

OADES, J.M., 1978.– Mucilages at the root interface. *J. Soil Sci.*, 29 : 1-16.

SAROSIEK, J., KWAPULINSKY, J. & BUSZMAN, A., 1978.–

Bryophytes as biological indicators of beryllium. *Bryophytorum Bibl.*, 13 : 763-775.

SCOTT, G. A. M., 1982.– Desert Bryophytes. *In* : SMITH, A.J.E. (eds), *Bryophyte Ecology*. Chapman & Hall, London, New York, X : 511 p.

VON HUBSCHMANN, A., 1986.– *Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas*. J. Cramer, Berlin und Stuttgart : 413 p.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

If the chemical action of cryptogames on pedogenesis stages, as well as their physical action on the water regulation and microclimate are well-known, textural and structural modifications of the ground's surface after colonisation by these first organisms is rarely studied.

Four species of bryophytes from alluvial steppes of the Sarine River (FIG. 1), *Tortella inclinata, Barbula reflexa, Rhytidiadelphus triquetrus* and *Homalothecium lutescens* were compared for their ability to filter minute organical and mineral particles carried by the water. After having chosen representative surfaces of each bryophyte species, the stems and leaves as well as the underlying horizons (FIG. 3) were collected.

A granulometric analysis, done by a method of humid swifting (FIG. 2), shows the relative proportion of sand, silt and clay catched by the stems and the leaves, as well as the textural changes of the initial substratum.

A distinct separation between the inferior and the superior horizons is observed. The superior horizons contain more silt and clay. On the surface, the soil underlying *Rhytidiadelphus triquetrus* has a silty-clay texture different from those underlying *Tortella inclinata, Barbula reflexa* or *Homalothecium lutescens*, which are more or less sandy (FIG. 4).

The height of the bryophytes above the ground (FIG. 5) as well as their morphology control their filtering capacity.

The clumps of *Rhytidiadelphus triquetrus* are between 10 and 15 centimetres above the surface.

Tortella inclinata forms dense clumps on the ground whereas *Homalothecium lutescens* develops long creeping branches. Not only does the height play a role but also the anatomy of the plant, when considering filtration capacity. The retention capacity of clay and silt particles is reinforced in the case of *Rhytidiadelphus triquetrus* (FIG. 6.A) by a spread out brush shape of the leaves. On the contrary *Homalothecium lutescens* (FIG. 6.B), despite its heights of 2 to 7 centimetres above the ground, retains only little silt and clay, because its leaves grow in a spiral form and are positioned like roof tiles.

On an alluvial terrain composed of rocks, stones and gravel deposited by strong currents, only the bryophytes and some flowering plants are capable of retaining fine sands, silts and clays, necessary to form an organo-mineral horizon (Case A FIG. 7).

In this case, the filter effect leads to the modification of the original texture, with the deposit of a layer of fine material, in rupture with the original conditions. There is a negative feedback because the initial conditions, which allowed the settlement of mosses, are modified by their filter effect. If at first the terrain is rough, then the ground level will progressively be elevated and replaced by a fine textured material.

On the other hand, on an alluvial terrain, if fine material is brought in by weak currents or retained behind bushes (Case B FIG. 7), the filter effect of the mosses will contribute to the thickening of the layer, keeping the same texture of material as below. This is interpreted as positive feedback : because there is no change in the soil texture and the bryophytes contribute in stabilising the ground.

Both cases converge towards the same situation with the formation of a thin organo-mineral horizon progressively enriched in organic matter and fine mineral particles.

This role of bryophytes in the pedogenesis is very important on rough ground, where the superficial layer determines almost entirely the fertility and water-requirements of the plants, at least in the juvenile stages of development.